Caldasia 23(1): 301-322

INTERACCIÓN PLANTA-COLIBRÍ EN AMACAYACU (AMAZONAS, COLOMBIA): UNA PERSPECTIVA PALINOLÓGICA

MARISOL AMAYA-MÁRQUEZ
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. maamayam@ciencias.unal.edu.co

F. GARY STILES
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. fstiles@ciencias.unal.edu.co

J. ORLANDO RANGEL-CH
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. jerangel@ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

Se cuantificaron 232 cargas de polen tomadas de 11 especies de colibríes en el Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas, Colombia. Las especies más generalistas transportaron cargas de polen con mayor cantidad de granos. Las características palinológicas predominantes en los granos de polen sugieren una relación entre estructura reticulada y la polinización por colibríes. Se propone un Índice de Valor de Importancia de los Recursos (IVIR) orientado a estimar la importancia de cada una de las plantas ornitófilas para la comunidad de colibríes. Las plantas más importantes para los colibríes fueron: una especie de *Heliconia,* una especie de *Passiflora, Besleria aggregata,* una especie de *Costus, Combretum llewelynii* y *Erythrina fusca.* Con base en un análisis de correspondencia binaria se describen tres asociaciones planta-colibrí a nivel de comunidad, en las cuales la morfología del pico de los colibríes emerge como el aspecto explicativo de las asociaciones. Se analizan las ventajas y desventajas de las metodologías usadas por la palinología y por la observación directa en el campo.

Palabras clave. Amazonas, cargas de polen, escultura del grano de polen, colibríes, Índice de Valor de Importancia del Recurso, IVIR.

ABSTRACT

From a palinological perspective was studied the plant-hummingbird relationship at community level, in the National Natural Park Amacayacu in the Colombian Amazonia. Our goal was to evaluate the utility of the palinological tool, to provided insight of the hummingbird-plant relationship organization, at community level. We get evidence about which plants were really using the hummingbirds as pollen vectors. A Resource Importance Value Index (RIVI) is proposed here to evaluate the importance of each floral resource to the hummingbird community. A binary correspondence analysis permitted us to proposed three groups of plant-hummingbird associations, according with the frequency of pollen registered on each hummingbird species. The

hummingbirds culmen morphology emerged as the explicative factor of the associations. The possible role of the reticulate pollen sculpture in the syndrome of ornithophily is discussed, as the restrictions and goodness of both methods: palynological and observational.

Key words. Amazon, hummingbirds, pollen loads, pollen sculpture, Resources.

INTRODUCCIÓN

La relación planta-colibrí ha sido estudiada en diferentes regiones del continente americano y de las islas del Caribe, en diversos hábitats y con enfoques que han abordado desde aspectos descriptivos como el planteamiento del tradicional síndrome de ornitofilia (Faegri & Van der Pilj 1979, Snow & Snow 1980, Snow 1981, Feinsinger 1990), hasta aspectos ecológicos y evolutivos que abordan la complejidad de la interacción planta-colibrí (Wolf et al. 1976, Feinsinger & Colwell 1978, Stiles 1981, 1985, Linhart et al. 1987, Feinsinger et al. 1982, 1987). Los estudios evolutivos se han enfocado en los procesos de coadaptación y coevolución entre colibríes y plantas, y hacia la reconstrucción evolutiva de la polinización por Trochilinae y Phaethorninae en linajes específicos de plantas ornitófilas (Feinsinger 1983, Stiles 1978a, 1978b, 1981, 1985, McDade 1992, Stein 1992, Cotton 1998 a).

La mayoría de estos estudios han sido concebidos desde la perspectiva zoológica y ha sido menos frecuente la perspectiva botánica. Aunque las cargas de polen en colibríes han sido estudiadas con diversos propósitos (Linhart 1973, Feinsinger et al. 1982, 1987, Feinsinger & Busby 1987, Linhart et al. 1987), no se conocen trabajos que hayan abordado el estudio de la interacción planta-colibrí a nivel de la comunidad animal desde una perspectiva estrictamente palinológica.

La interacción colibrí-planta es un mutualismo que implica adaptaciones o coadaptaciones orientadas desde el punto de vista de la planta a tener el vector de polen óptimo, y desde el punto de vista del ave a tener una fuente de néctar óptima (Stiles 2000). Las flores polinizadas por colibríes presentan diversos tipos y mecanismos florales, con predominio de ciertas características de forma y color de las flores, orientación en el vástago, calidad y cantidad del néctar, y fenología. Estos caracteres permiten, casi siempre identificar fácilmente a las flores polinizadas por colibríes. El conjunto de características corresponde a un síndrome de polinización para Troquílidos en un sentido amplio, e indican la existencia de una fuerte presión de selección por parte de los colibríes sobre las características mencionadas, sin que por esto haya restricción a un tipo específico de flor para ser visitadas por estas aves. Se reconoce entonces el oportunismo en el comportamiento de forrajeo de los colibríes, que se refleja en visitas a flores "no-ornitófilas", o en visitas donde no hay transferencia de polen, o donde la transferencia es inadecuada. A pesar de esta amplia gama de posibilidades, es factible esperar que mediante un análisis sistemático de las cargas de polen transportadas por los colibríes, se obtenga información ecológica importante de la relación planta-colibrí, que refleje aspectos de la organización estructural de las comunidades de Troquílidos.

En el contexto de los síndromes de polinización se ha insinuado la probable relación entre el tipo de estructura de la exina y el polinizador, y aunque no se tiene aún información suficiente para generalizar e incluir este carácter como parte de los síndromes, se han encontrado patrones de escultura polínica que difieren del azar y que se correlacionan con diversos síndromes, así: Grayum (1986) asoció exina con estructura psilada y espinosa

(espinada) y polinización por escarabajos; Roubik (1989) relacionó el polen recogido por abejas con estructuras psiladas, espinosas y reticuladas; del mismo modo exinas gruesas han sido asociadas a la polinización por insectos (Faegri et al. 1992, Martin & Gadek 1988) y el síndrome «ambófilo» (del inglés "ambophilous", que consiste en plantas con un sistema generalizado para la polinización entomófila, pero que de manera facultativa pueden ser polinizadas por el viento) se ha relacionado con una estructura (escultura en algunos casos) indistinta, psilada, ligeramente escabrada-verrugada y estriada (Williams & Adam 1999). Este último estudio es tal vez el más completo y el único que explícitamente ha sometido a prueba la relación entre estructura de la exina y polinizador. Por lo anterior se ha considerado pertinente evaluar esta característica en los granos de polen tranportados por los colibríes.

En el presente trabajo se propusó identificar las plantas cuyo polen estaba siendo transportado por los colibríes, evaluar las características del grano de polen en relación con el síndrome de ornitofilia, y explorar los alcances del método palinológico en el reconocimiento de patrones de organización de la interacción colibrí-planta, a nivel de comunidad en el Parque Nacional Natural Amacayacu, Mata-matá, Amazonas. Este último aspecto toma como punto de partida los estudios de Cotton (1998 a, b y c) sobre la misma comunidad de colibríes estudiada aquí.

Área de estudio. Las cargas de polen de los colibríes se tomaron en inmediaciones de la Cabaña Mata-matá, en un área aproximada de 4 km^2, en el Parque Nacional Natural Amacayacu, ubicado en el extremo sur de la Amazonia colombiana, 3° 50' S, 70° 12' O (Fig. 1). La temperatura media anual es de 25.9 °C; el régimen de lluvias es unimodal con un período lluvioso de diciembre a mayo, y una época de menor precipitación de junio a noviembre. La vegetación del parque comprende bosques densos y heterogéneos. En el área de estudio se pueden diferenciar claramente tres tipos de paisajes modelados básicamente por el comportamiento de las aguas: de ribera, de várzea (cercana y lejana al río) y de tierra firme (Fig. 2).

Ribera. El paisaje de ribera se encuentra en áreas que colindan con el río Amazonas y con la quebrada Mata-matá. La topografía del suelo es levemente ondulada, por lo cual en este paisaje hay áreas no inundadas o rara vez inundadas, que corresponden a sitios más altos formados por los sedimentos que el río acumula constantemente. Se presenta una vegetación alterada por intervención antropogénica, dominada por árboles esparcidos de especies de *Cecropia* (Cecropiaceae) principalmente, y por la presencia de árboles de *Theobroma cacao*, *Anacardium occidentale* y *Sizigyum malaccense*. Sobresalen las heliconias por su abundancia y lo llamativo de sus inflorescencias.

Várzea. Las várzeas e igapós son áreas de inundación que alcanzan a cubrir hasta 200 km de ancho en ambos lados del bajo Amazonas y corresponden geológicamente a sedimentos recientes (Domínguez 1985). En la várzea, la vegetación tiene un dosel más bajo que en la tierra firme y los árboles presentan raíces de sostén (Fig. 2b y 2c); usualmente está inundada hasta dos metros de altura; en el piso del bosque la vegetación es escasa y de poca importancia para los colibríes (Cotton 1998b).

Tierra firme. Se caracteriza por un bosque maduro bien conservado, con pocos arbustos. La mayor parte de la vegetación del sotobosque está conformada por plántulas de diferentes especies y plantas del orden Zingiberales, *Pariana* (Poaceae) y de las familias Araceae y Melastomataceae. La presencia de helechos es típica de este paisaje. El número de individuos y especies de palmas aumenta considerablemente en comparación con los anteriores paisajes (Fig. 2d). En ninguna época del año esta área se inunda.

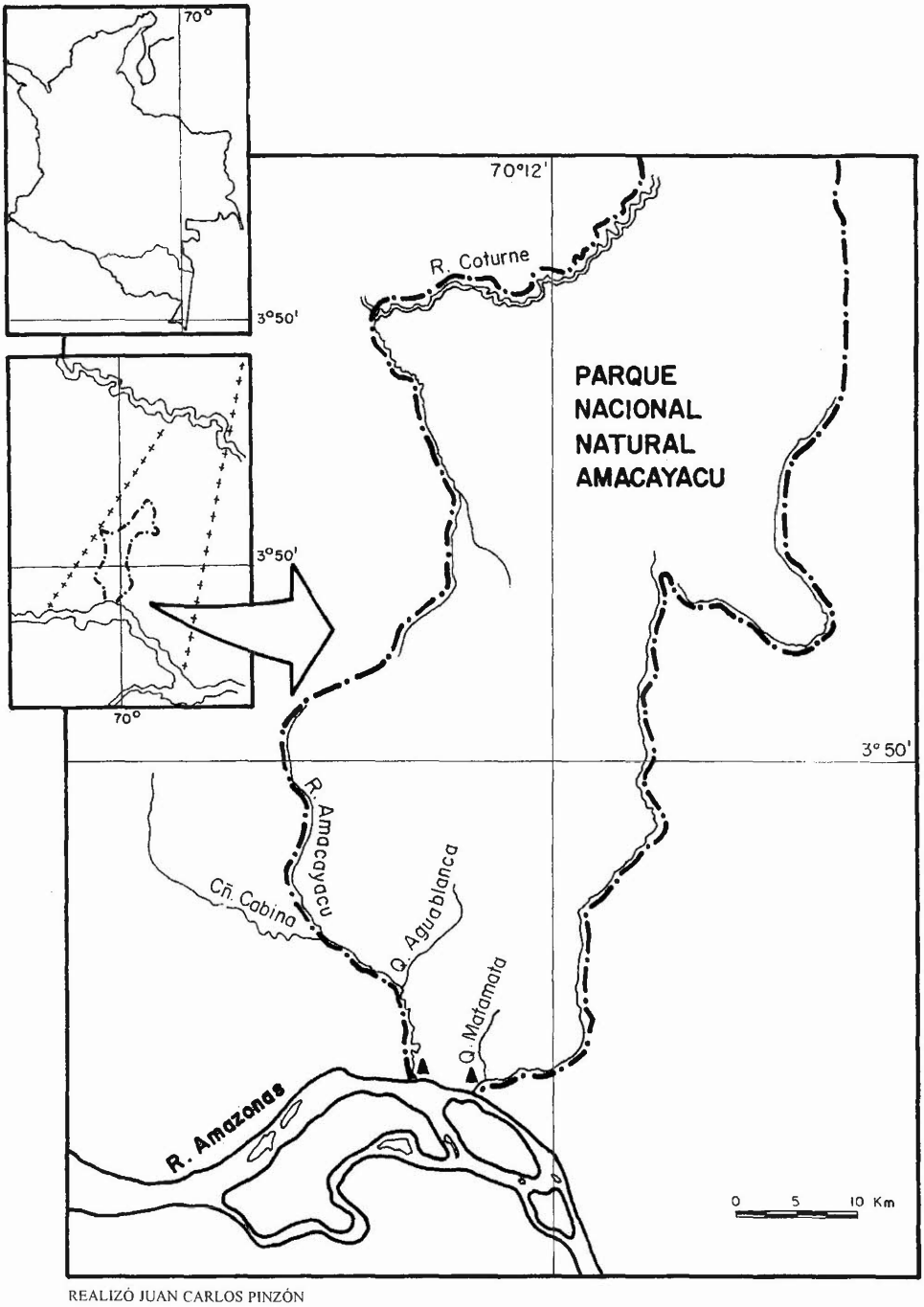

Figura 1. Mapa del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonia colombiana).

1. Paspalum repens y Panicum mertensii (Poaceae)
2. Acacia sp. (Caesalpiniaceae)
3. Piper sp. (Piperaceae)
4. Cyphomandra hartwegii (Solanaceae)
5. Erythrina fusca (Fabaceae)
6. Sanchezia sp. (Acanthaceae)
7. Inga sp. (Mimosaceae)
8. Heliconia sp. (Heliconiaceae)
9. Costus sp. (Costaceae)
10. Gurania sp. (Cucurbitaceae)
11. Cecropia sp. (Cecropiaceae)
12. Licaria sp. (Lauraceae)
13. Randia formosa (Rubiaceae)
14. Caesalpiniaceae simplex (Leguminosaceae)
15. Couroupita guianensis (Lecythidaceae)
16. Batesia sp. (Fabaceae)
17. Ceiba pentandra (Bombacaceae)
18. Hemiepifitos (Clusiaceae y Moraceae)
19. Terminalia amazonia (Combretaceae)
20. Gustavia augusta (Lecythidaceae)
21. Capparis sola (Capparidaceae)
22. Hevea brasiliensis (Euphorbiaceae)
23. Triplaris williamsii (Polygonaceae)
24. Bactris concinna (Arecaceae)
25. Heliconia spp. (Heliconiaceae)
26. Sapium sp. (Euphorbiaceae)
27. Cecropia sp.2 (Cecropiaceae)
28. Attalea sp. (Arecaceae)
29. Virola elongata (Myristicaceae)
30. Coussapoa trinervia (Cecropiaceae)
31. Hura crepitans (Euphorbiaceae)
32. Picramnia sphaerocarpa (Simaroubaceae)
33. Pouteria sp. (Sapotaceae)
34. Bactris sp. (Arecaceae)
35. Vatairea guianensis (Fabaceae)
36. Eschweilera sp. (Lecythidaceae)
37. Clidemia sp. (Melastomataceae)
38. Iryanthera sp. (Myristicaceae)
39. Otoba glycicarpa (Myristicaceae)
40. Astrocaryum murumuru (Arecaceae)
41. Stryphnodendron sp. (Mimosaceae)
42. Inga sp.2 (Mimosaceae)
43. Geonoma sp.1 (Arecaceae)
44. Licania sp. (Chrysobalanaceae)
45. Clusia (hemiepifito) (Clusiaceae)
46. Renealmia sp. (Zingiberaceae)
47. Heliconia sp. (Heliconiaceae)
48. (Acanthaceae indet.)
49. Inga sp.3 (Mimosaceae)
50. Geonoma sp.2 (Arecaceae)
51. Maripa sp.2 (Convolvulaceae)
52. Protium sp. (Burseraceae)
53. Virola albidiflora (Myristicaceae)
54. Rinorea sp. (Violaceae)
55. Socratea exorrhiza (Arecaceae)
56. Liana indet.
57. Caryodaphnopsis fosteri (Lauraceae)
58. Cyclanthus bipartitus (Cyclanthaceae)
59. Calathea sp. (Marantaceae)

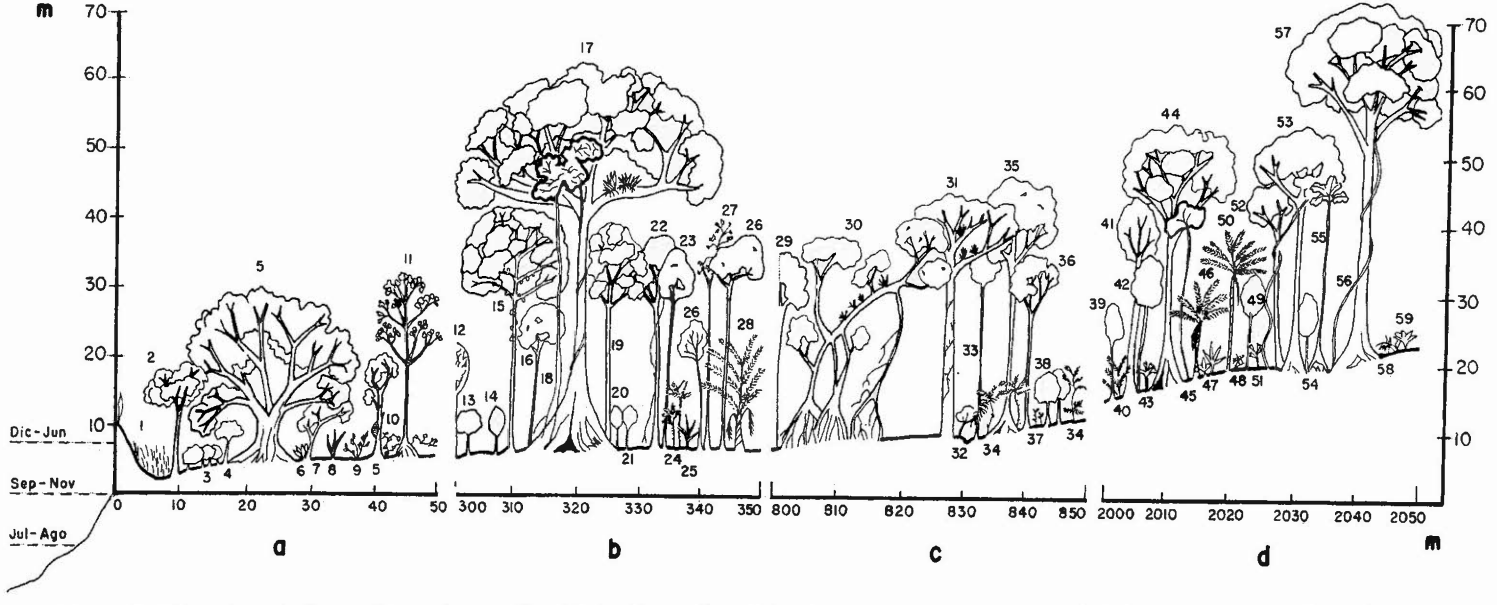

Figura 2. Tipos de paisaje en el área de estudio: (a) de ribera, (b y c) de várzea cercana y lejana al río (d) de tierra firme. Se señalan las distancias a las cuales se encuentra la vegetación de cada paisaje desde la ribera norte del río Amazonas y los niveles de río en las diferentes épocas del año.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estudio palinológico. En el campo se reconocieron las plantas que fueron visitadas por los colibríes y se procedió a realizar una colección botánica de referencia, que incluyó preservación de flores en alcohol al 70 %, para la preparación de la colección palinológica. La acetólisis se hizo siguiendo la técnica de Erdtman (1986), en el Laboratorio de Palinología del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Las cargas de polen de los colibríes fueron tomadas por los investigadores de la Unión Británica de Ornitología, específicamente Peter Cotton (Cotton 1998 a, b y c). Se usaron redes de niebla para la captura y recaptura de pájaros, realizando muestreos durante tres días a la semana (de las 5 a las 11 horas en la ribera y de las 6 a las 11 en el bosque). Las muestras de polen de los colibríes se tomaron entre diciembre de 1988 y diciembre de 1989, utilizando trozos pequeños de gelatina coloreada (Beattie 1971).

Análisis de la información

Correspondencia binaria

El análisis se usó para reconocer asociaciones plantas-colibríes cuya interacción se fundamenta en la similitud. Se identificaron: (1) las especies vegetales de uso común por la comunidad de colibríes y las de uso exclusivo o preferencial, por una o por un grupo de especies, y (2) las especies de colibríes más parecidas, desde el punto de vista del uso de los recursos florales. Se hizo sólo para ocho especies de la comunidad de colibríes, debido a que de las tres restantes se tenían muy pocos datos. Se tomó en cuenta la información sobre frecuencia de registro de los tipos polínicos en cada especie de colibrí. Se utilizó el programa SPAD (CISIA 1994). Para el caso se define asociación como el conjunto de especies de colibríes y plantas cuya interacción se fundamenta en la similitud, esto es, los colibríes de cada asociación se parecen en sus gustos alimentarios, y las plantas de cada asociación se parecen en sus vectores de polen.

Índice de Valor de Importancia de los Recursos (IVIR)

Se propone el Índice de Valor de Importancia de los Recursos (IVIR) para determinar la importancia de cada uno de los recursos florales usados por la comunidad de colibríes. Se expresa como la sumatoria de las intensidades de uso del recurso (PixFix), sobre el número total de especies de colibríes evaluadas en la comunidad (N).

$$\mathbf{IVIR} = \frac{\sum_{x}^{n}(\text{Pix Fix})}{N}$$

Donde:

Pix = Frecuencia de uso del recurso floral **i** por parte de la especie **x** de colibrí/ Frecuencia total de recursos utilizados por la especie **x** de colibrí.

Este valor Pix se calculó con base en la frecuencia de registros del polen **i** en la especie **x** de colibrí, sobre la frecuencia total de registros de polen de todos los recursos florales utilizados por la especie de colibrí **x**.

Fix = # individuos especie **x** de colibrí que hicieron uso del recurso **i** / # total de individuos de la especie **x** evaluados.

N = Número total de especies de colibríes evaluadas en la comunidad.

Intensidad de uso

Se define como el producto de Pix (porcentaje de uso del recurso i por parte de la especie de colibrí x) por Fix (porcentaje de individuos de una especie que usan el recurso). La razón de amplitud (Pix), calculada para cada una de las especies que hacen uso del recurso, apunta a evaluar la preferencia alimentaria de los colibríes de dicha especie y refleja, con cierta restricción, el comportamiento de forrajeo (más

generalista o más especialista) de éstos. El valor máximo de preferencia alimentaria es 1.0, caso en el cual una especie de colibrí usa únicamente el recurso floral i.

La tasa de fidelidad Fix calculada para cada una de las especies que hacen uso del recurso, aunque apunta a evaluar el nivel de especialización de la interacción animal-planta, no es una medida directa debido a que otros factores como la disponibilidad y abundancia de los recursos florales, están influyendo también sobre este aspecto. El valor máximo de fidelidad es 1.0, caso en el cual todos los individuos de una especie hacen uso del recurso. Por lo tanto el valor máximo de intensidad de uso del recurso (PixFix) por cada especie de colibrí es 1, y para la sumatoria (numerador) es el número de especies involucradas en el uso del recurso. Esta es la razón por la cual el índice se corrige, dividiéndolo por el número de especies evaluadas de colibríes en la comunidad (N). De este modo el IVIR también se puede expresar en valores entre 0 y 1 (Véase el anexo 1).

Coeficiente de Correlación de Spearman

Se utilizó para evaluar las relaciones entre las variables cantidad total de granos de polen transportados por especie y tamaño de las cargas individuales de polen por especie en relación con la diversidad alimentaria de los colibríes, el tamaño de muestra y la longitud de los picos de los colibríes.

RESULTADOS

Plantas ornitófilas

Con base en el análisis de las cargas de polen analizadas de 11 especies de colibríes, se reconocieron 29 especies pertenecientes a 22 familias y 26 géneros de plantas, un palinomorfo no pudo ser identificado y siete sólo hasta el nivel de género, los restantes 20 fueron identificados a nivel de especie (Tabla 1). La mayoría de las especies de plantas crecen en la ribera (65%), una cantidad menor en la tierra firme (30%) y muy pocas en la várzea (5%). Las corolas de estas plantas presentaron colores: rojo (31%), amarillo (25%), anaranjado (17%), lila (17%) y blanco (10%); usualmente contrastan con el color verde o morado del cáliz o las brácteas. Aunque se registraron diversas formas de crecimiento de las plantas visitadas por los colibríes, tales como árboles (22%), bejucos trepadores (22%), epífitas (7%) y arbustos (3%), predominó la herbácea (46%).

Características del polen

Los granos de polen presentaron tamaños desde 15.5 micras hasta 200 micras, la categoría dominante de tamaño estuvo entre 26 y 50 micras (51 %), seguida de la categoría entre 101 micras y 200 micras (20 %), 1 – 25 micras (17 %), 51 – 100 micras (6 %) y mayores de 200 micras (6 %). La exina con estructura reticulada (49.8 %) predominó sobre la psilada (22.5), espinada, equinada (12.5 %), escabrada (6.5 %), estriada (5.5 %) y foveolada (3.2 %). Las características predominantes de tamaño y estructura de la exina pueden ser una adaptación del polen para ser transportado por colibríes.

Cuantificación de las cargas de polen

En 232 muestras tomadas a 11 especies de colibríes se contaron 51 719 granos de polen. El número total de granos y el valor promedio de granos por individuo variaron según las especies de colibríes (Tabla 2). El número total de granos de polen transportados por especie, estuvo relacionado con: (**1**) el tamaño de muestra ($r_s = 0.91$, $p = 0.001$, g.l. = 9), es decir a mayor número de muestras evaluadas de una especie, mayor cantidad de polen registrado para ésta. Esta variable no fue comparable entre especies de colibríes debido a que el tamaño de muestra de las especies fue variable (Tabla 2), y (**2**) con la riqueza alimentaria de las especies de colibríes ($r_s = 0.85$, $p = 0.005$, g.l. = 9); señalando que las especies de colibríes más generalistas, portaron cargas de polen con una mayor cantidad de granos.

Las cargas de polen transportadas por individuo variaron a nivel interespecífico e intraespecífico, como lo muestran los valores promedio de carga por individuo y el coeficiciente de variación (Tabla 2). La diferencia en el tamaño de las cargas individuales de polen, no estuvo relacionada con el número de recursos florales explotados por la especie ($r_s = 0.471$, p = n.s, g.l. = 9). Tampoco se encontró relación entre el tamaño de las cargas individuales de polen y el tamaño de muestra ($r_s = 0.20$, p = n.s., g.l. = 9).

De acuerdo con la cantidad de granos que transportan se identificaron dos grupos de colibríes. En el primer grupo, conformado por las especies que transportan mayor cantidad de granos, se encuentran *Thalurania furcata* (341.9 granos/individuo), *Phaethornis superciliosus* (339.6), *Glaucis hirsuta* (333.4) y *Phaethornis bourcieri* (265.4). El segundo grupo transporta una menor cantidad de granos y está conformado por *Phaethornis hispidus* (99.4), *Amazilia fimbriata* (57.7), *Phaethornis ruber* (30), *Chrysuronia oenone* (20.3) y *Threnetes leucurus* (6.5). Aunque en el primer grupo predominaron los colibríes de picos largos y curvos y en el segundo los de picos más corto y menos curvos, el tamaño de la carga de polen no se relacionó con la longitud de los picos de los colibríes ($r_s = 0.55$ p = n.s., g.l. = 9).

Tabla 1. Datos generales de las especies cuyo polen es transportado por los colibríes en Matamatá, Parque Nacional Natural Amacayacu.

FAMILIA	ESPECIE	FORMA	PAISAJE	COLOR COROLA/BRÁCTEA	COROLA (mm)	ECP
Acanthaceae	*Justicia comata* (L.) Lam.	H	R	rojo	38	3
	Sanchezia decora Leonard	H	R	rojo	70	1
	Sanchezia peruviana (Nees) Rusby	H	R	amarillo / rojo	85	
Bignoniaceae	*Memora* sp.					
Bromeliaceae	*Aechmea contracta* (Mart. ex Schultes) Baker	E	V/TF	amarillo-blanco / rosada	30	5
	Streptocalyx longifolius (Rudge) Baker	E	R	lila/rosada		
Clusiaceae	*Symphonia globulifera* L.	A	TF	rojo	15	1
Combretaceae	*Combretum llewelynii* MacBride	T	V	anaranjado	45	6
Convolvulaceae	*Ipomoea aquatica* Forssk.	T	R	lila		1
Costaceae	*Costus* sp.	H	R/TF	anaranjado	35	9
Cucurbitaceae	*Gurania spinulosa* (Poepp.& Endl.) Cong.	T	R/TF	anaranjado-amarillo	55	3
Cyperaceae	Indeterminada	H	R	blanco		4
Heliconiaceae	*Heliconia* sp.	H	R/TF	rojo – amarillo	70	9
Gesneriaceae	*Besleria aggregata* (Mart.) Hanst	H	R/TF	anaranjado	35	9
	Drymonia coriacea (Oerst. ex Hanst) Wiehler	T	R/TF	amarillo / rojo	52	4
Leguminosae	Indeterminada	T	R	lila		
Fabaceae	*Erythrina fusca* Lour.	A	R	anaranjado	45	8
Loranthaceae	*Psittacanthus cucullaris* (Lamarck) Blume	E	R	rojo – amarillo	46	5
Lythraceae	*Cuphea melvilla* Lindley	H	R	rojo	27	7
Malvaceae	*Hibiscus furcellatus* Desv.	H	R	rojo		1
Mimosaceae	*Inga* sp.	A	R/TF	blanco		1
Morfoespecie 1	Indeterminada					
Musaceae	*Musa* sp.	H	R	blanco /rojo-amarillo	50	4
Myrtaceae	*Syzygium malaccense* (L.) Merr. & Perry	A	R	morado	55	3
Passifloraceae	*Passiflora* sp.	T	V	rosado	70	9
Rubiaceae	*Genipa americana* L.	A	R	amarillo	40	5
	Palicourea crocea (Sw.) Roem. & Schult.	Ar	R	rojo	15	7
	Warszewiczia coccinea (Vahl.) Klotzch	A	R / TF	rojo-amarillo	18	4
Zingiberaceae	*Renealmia* sp.	H	TF	rojo	65	5

ECP Número de Especies de colibríes con polen.

Tabla 2. Cuantificación de las cargas de polen en la comunidad de colibríes de Mata-matá (Amazonas).

ESPECIE	N.G	n	X	C.V	R	L
Glaucis hirsuta	35.671	107	333	1.46	22	29.5
Phaethornis superciliosus	6.114	18	340	1.26	14	38.9
Phaethornis bourcieri	2.654	10	265	2.10	14	29.2
Amazilia fimbriata	2.483	43	58	1.30	17	20.5
Thalurania furcata	2.393	7	342	1.25	13	20.6
Phaethornis hispidus	2.087	21	99	1.03	15	31.6
Chrysuronia oenone	142	7	20	1.21	6	17.6
Threnetes leucurus	98	15	6,5	1.45	9	28.5
Phaethornis ruber	77	2	30	0.60	5	21.9

Convenciones

(N.G) Número de granos de polen transportados por especie, (n) tamaño de muestra, (X) promedio de granos de polen, (C.V) coeficiente de variación (Sd/x), (R) diversidad de recursos explotados y (L) longitud de los picos de los colibríes (Cotton 1998 c, p. 641), para *P. superciliosus* se calculó un promedio entre machos y hembras.

Interacción planta-colibrí

Con base en el análisis de correspondencia binaria se ordenaron grupos de plantas y de colibríes, lo cual permitió visualizar las principales asociaciones planta-colibrí. Se reconocieron cinco grupos de plantas, de acuerdo con el uso que los colibríes hacen de éstas (Fig. 3). El grupo I está constituido por nueve especies: *Costus* sp. (Costaceae), *Renealmia* sp. (Zingiberaceae), *Heliconia* sp. (Heliconiaceae), *Cuphea melvilla* (Lythraceae), *Passiflora* sp. (Passifloraceae), *Besleria aggregata* (Gesneriaceae), *Genipa americana* (Rubiaceae) y *Erythrina fusca* (Fabaceae) y una especie de Bromeliaceae. Estas plantas son usadas por todas o por la mayoría de las especies de colibríes y constituyen los recursos comunes y fundamentales para la comunidad de troquílidos. En su mayoría son hierbas, con flores de corolas rojas, amarillas y/o anaranjadas que se encontraron principalmente en la ribera.

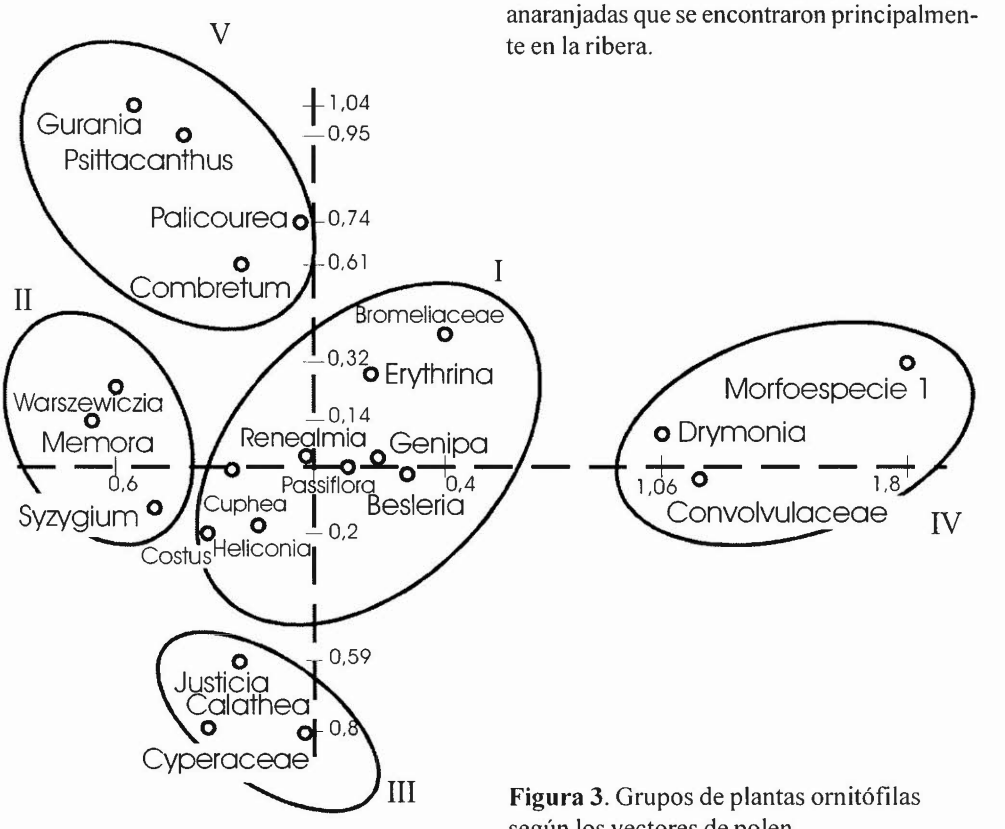

Figura 3. Grupos de plantas ornitófilas según los vectores de polen.

Los grupos restantes de plantas II, III, V y especialmente IV se distribuyen lejos del origen de los ejes, lo cual implica que presentan relaciones más fuertes solamente con cierta(s) especie(s) de colibrí(es). El grupo II está conformado por: *Syzygium malaccense* (Myrtaceae), *Warszewiczia coccinea* (Rubiaceae) y *Memora* sp. (Bignoniaceae). Estas plantas usaron entre 2 y 5 especies de colibríes como vectores de polen. El grupo III está constituido por una especie de la familia Cyperaceae, una especie de Marantaceae y por *Justicia comata* (Acanthaceae), las tres comunes con el paisaje ribereño.

El grupo IV está conformado por *Drymonia coriacea* (Gesneriaceae), una especie de Convolvulaceae y la morfoespecie 1, muestran una relación fuerte con el colibrí *Phaethornis bourcieri*, las dos especies identificadas poseen flores con corolas tubulares y largas. Las plantas de este grupo fueron usadas por entre 3 y 5 especies de colibríes.

El grupo V está conformado por *Gurania spinulosa* (Cucurbitaceae), *Psittacanthus cucullaris* (Loranthaceae), *Combretum llewelynii* (Combretaceae) y *Palicourea crocea* (Rubiaceae). Excepto por *P. crocea*, arbusto que crece en bordes de quebradas, las otras plantas son trepadoras o epífitas que se encuentran en la ribera o en la tierra firme. Los colores dominantes de sus flores son anaranjado y amarillo.

La similitud en el uso de los recursos florales por parte de los colibríes se refleja en la cercanía entre dos puntos (Fig. 4). *P. hispidus, T. leucurus, y C. oenone*, se distribuyen cerca al origen de los ejes y señalan su relación con recursos florales comunes a toda la comunidad, sin mostrar fuertes relaciones con recursos "exclusivos". Por el contrario la distribución de *P. bourcieri, P. superciliosus, G. hirsuta, T. furcata* y *A. fimbriata* se aleja del punto de origen e indica relaciones más fuertes con recursos florales que no son de uso común para toda la comunidad, o que son utilizados más intensamente por estas especies de colibríes.

Las principales interacciones planta-colibrí detectadas con el análisis palinológico se describen en tres grandes asociaciones (**a**, **b** y **c**), en las cuales la longitud y la morfología de los picos de los colibríes parece ser el factor determinante (Fig. 5, Tabla 3).

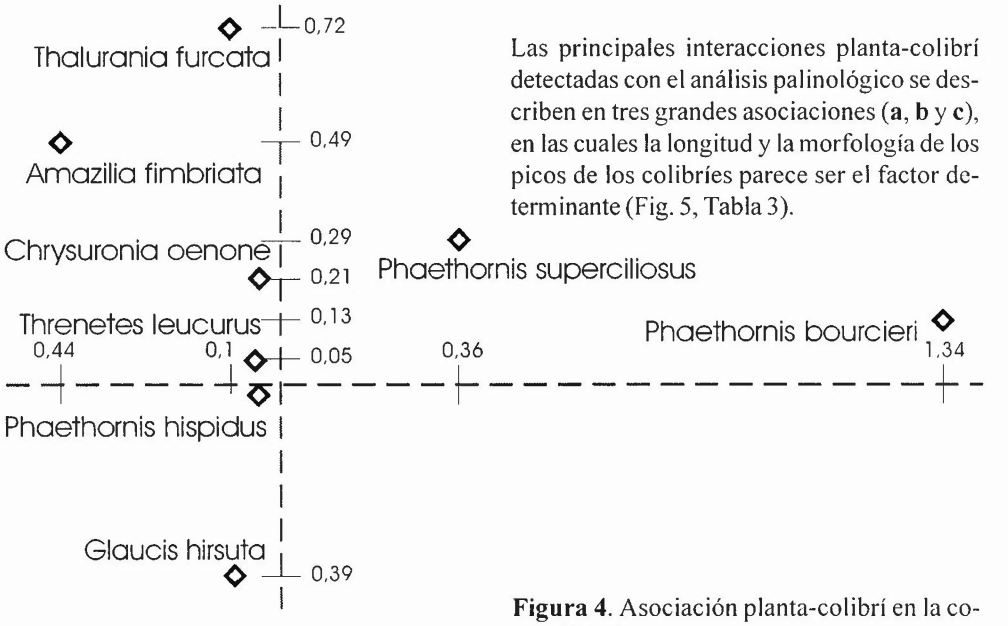

Figura 4. Asociación planta-colibrí en la comunidad de Mata-matá.

Tabla 3. Asociaciones planta-colibrí descritas a nivel de comunidad en Mata-matá (Amazonas)

ASOCIACIÓN	FAMILIA	ESPECIE	COLIBRÍES
a	ACANTHACEAE	*Justicia comata*	*Chrysuronia oenone*
	BIGNONIACEAE	*Memora* sp.	*Glaucis hirsuta*
	BROMELIACEAE	Indeterminada	*Phaethornis hispidus*
	COSTACEAE	*Costus* sp.	*Phaethornis superciliosus*
	CYPERACEAE	Indeterminada	*Threnetes leucurus*
	GESNERIACEAE	*Besleria aggregata*	
	HELICONIACEAE	*Heliconia* sp.	
	FABACEAE	*Erythrina fusca*	
	LYTHRACEAE	*Cuphea melvilla*	
	MARANTACEAE	*Calathea* sp.	
	MYRTACEAE	*Syzygium malaccense*	
	PASSIFLORACEAE	*Passiflora* sp.	
	RUBIACEAE	*Warszewiczia coccinea*	
	RUBIACEAE	*Genipa americana*	
	ZINGIBERACEAE	*Renealmia* sp.	
b	CONVOLVULACEAE	Indeterminada	*Phaethornis bourcieri*
	GESNERIACEAE	*Drymonia coriacea*	
	MORFOESPECIE 1		
c	COMBRETACEAE	*Combretum llewelynii*	*Amazilia fimbriata*
	CUCURBITACEAE	*Gurania spinulosa*	*Thalurania furcata*
	LORANTHACEAE	*Psittacanthus cucullaris*	
	RUBIACEAE	*Palicourea crocea*	

(**a**) Predominan los recursos florales de uso común (grupos I, II y III) por la comunidad de colibríes. Los colibríes de esta interacción, con excepción de *C. oenone* corresponden a ermitaños de picos largos y curvos: *G. hirsuta, P. hispidus, P. superciliosus* y *T. leucurus*. El colibrí *Glaucis hirsuta*, ermitaño de pico largo y curvo, explota por lo menos 31 tipos de recursos florales diferentes; se ubica en el mapa de proyección entre los grupos de plantas I, II y III (Fig. 5). Las del grupo III (Cyperaceae, *Calathea* sp. y *Justicia comata*) son más utilizadas por *Glaucis hirsuta* que por cualquier otra especie de colibrí que fue el único vector de polen de *J. comata*, esto explica su posición más alejada del núcleo central. Las del grupo II (Una especie de *Memora*, *Warscewzcia coccinea* y *Syzygium malaccense*) parecen ser recursos que la comunidad de colibríes utiliza de manera oportunista. Todas las plantas del grupo I fueron visitadas por *Glaucis hirsuta* que fue el mejor vector de polen de las especies de *Heliconia*, *Costus* y de *Besleria aggregata.* Otros colibríes de importancia en esta interaccción fueron: *Phaethornis hispidus, Threnetes leucurus Phaethornis superciliosus* y *Chrysuronia oenone.*

Phaethornis hispidus ermitaño de pico largo y curvo, visitó 23 tipos diferentes de recursos florales, su ubicación en el mapa de proyecciones es la más cercana al origen de las coordenadas, lo cual señala que visitó con mayor frecuencia a las plantas comunes donde se incluyen especies de *Heliconia*, *Costus*, *Passiflora* y *Besleria*; sin embargo, no es el principal vector de ninguna de ellas. Es extraño que a pesar de la forma y longitud de su pico, fue el mayor vector de polen de *Palicourea crocea*, planta del grupo V.

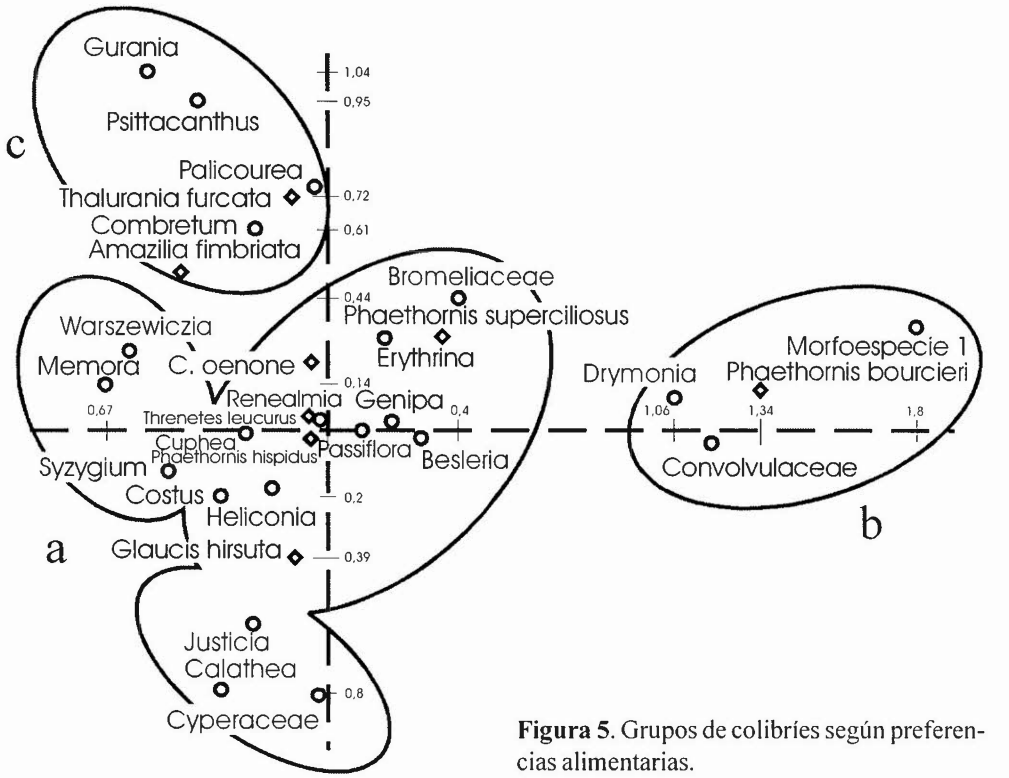

Figura 5. Grupos de colibríes según preferencias alimentarias.

Threnetes leucurus ermitaño de pico largo y levemente menos curvo que el de *Phaethornis hispidus*, visita tan sólo 10 tipos diferentes de recursos florales. Su ubicación en el grupo central se debe a que visita una especie de *Heliconia* y una especie de *Passiflora* con una frecuencia más alta que a los otros ocho recursos. Esta especie de colibrí no fue el mejor vector de polen de ninguna planta en el área de estudio. La «baja eficacia» que muestra como vector de polen, podría deberse a que quizás su nicho alimentario se está desviando hacia la explotación de otros recursos, diferentes al néctar de las flores, o que el colibrí esté realizando visitas florales ilegítimas actuando como ladrón de néctar.

Phaethornis superciliosus ermitaño de pico más largo y notablemente más curvo que los otros colibríes, carácter relacionado con la selección del alimento y por tanto con su nicho alimentario, con lo cual se explica su posición más alejada de las otras aves (Fig. 4). A pesar de quedar ubicado en la asociación central, visitó a por lo menos 19 especies diferentes de recursos florales, pertenecientes a 18 géneros y 15 familias.

Chrysuronia oenone es el único no ermitaño del grupo central de colibríes, su ubicación allí puede ser explicada porque de los ocho recursos florales que usa, seis pertenecen al grupo I, y su relación más fuerte fue con *Heliconia* sp. y *Besleria aggregata* del grupo IV seguida de *Combretum llewelynii* del grupo V.

(b) Formada por las plantas del grupo IV con el colibrí *P. bourcieri*, que se diferencia de las otras especies de ermitaños por tener pico largo y notablemente menos curvo. Visitó 17 especies de plantas: *Besleria aggregata*,

Drymonia coriacea, *Heliconia* sp., *Passiflora* sp., *Costus* sp., una especie de Bromeliaceae, *Genipa americana*, *Cuphea melvilla*, *Erythrina fusca*, Mimosaseae sp. 1 y sp. 2, *Renealmia* sp., *Sanchezia decora*, una especie de Cyperaceae, *Palicourea crocea* y una especie de Convolvulaceae y la morfoespecie 1. Sin embargo, las tres plantas más asociadas fueron: *Drymonia coriacea*, una especie de Convolvulaceae y la morfoespecie 1; se presume que estas plantas son principalmente del bosque, ya que solamente se encontró su polen en colibríes capturados en la tierra firme.

La relación de *P. bourcieri* con *Drymonia coriacea*, con una especie de Convolvulaceae y con la morfoespecie 1, sugiere que hay una preferencia del ave por el tipo de flores que éstas presentan, lo cual evolutivamente podría ser indicativo de tendencias hacia una coevolución entre una especie de colibrí y un conjunto de especies de plantas, y no la teórica relación coevolutiva especializada entre una especie de colibrí y una especie de planta. Es interesante anotar que la máxima cantidad de granos de polen pertenecientes a cada una de las especies de plantas, aparecen en diferentes épocas del año. Así pues, granos de polen de la especie de Convolvulaceae están presentes desde mayo hasta noviembre, pero hay un gran pico entre junio y agosto, mientras que los valores extremos de *D. coriacea* se registran entre septiembre y noviembre y finalmente la máxima cantidad de granos de la morfoespecie1 se encontró entre noviembre y enero. El registro máximo de granos puede corresponder con los picos de floración de las plantas, si es así, los resultados indicarían un mutualismo especializado, donde las plantas sincronizan sus épocas de floración en el año, para ofrecerle al colibrí una fuente permanente de néctar durante todo el año, y de otra parte disminuir la competencia interespecífica por los servicios de polinización; el beneficio para las plantas sería la fidelidad de visitas del colibrí.

(**c**) Formada por las plantas del grupo V caracterizadas por poseer corolas rectas, cortas o medianas, y los colibríes de la subfamilia Trochilinae *Amazilia fimbriata* y *Thalurania furcata* con picos rectos de 20 mm y 25 mm de longitud respectivamente.

A. fimbriata visitó 25 tipos diferentes de recursos florales, mostró especial relación con *Psittacanthus cucullaris*; fue el principal vector de polen de *Genipa americana*, *Renealmia* sp., *Calathea* aff. *capitata* y *Gurania spinulosa*. Tres de las cinco plantas más importantes para *A. fimbriata* pertenecen a los recursos comunes (grupo I); sin embargo, su ubicación hacia el grupo de plantas V, se debe a las relaciones más intensas entre esta especie de colibrí con *Psittacanthus cucullaris* y con *Gurania spinulosa*. En esta asociación también es importante el ajuste morfológico entre el pico del colibrí y las corolas de las dos últimas especies.

Thalurania furcata visitó quince recursos florales diferentes y estableció relaciones importantes con *Besleria aggregata* y *Gurania spinulosa*, fue el mejor vector de polen de *Cuphea melvilla*, *Combretum llewelynii*, *Psittacanthus cucullaris* y una especie de Bromeliaceae.

Índice de valor de importancia de las plantas

Las plantas con valores de importancia más altos, corresponden en su mayor parte al grupo I: *Heliconia* sp. (0.1179), *Passiflora* sp. (0.0371), *Besleria* sp. (0.0293), *Costus* sp. (0.0248) y *Erythrina* (0.0125) es decir, a las plantas usadas por todas las especies de colibríes. El recurso más importante para la comunidad de colibríes fue una especie de *Heliconia* visitada por nueve especies de colibríes; mientras que la planta menos importante para la comunidad, fue una especie de *Memora* usada solamente por dos especies de colibríes y con una intensidad de uso baja por parte de uno de éstos (Tabla 4).

Tabla 4. Importancia de los recursos florales (IVIR) para la comunidad de colibríes. En negrita las intensidades de uso que más aportan al IVIR

COLIBRÍ / PLANTA	A. fimbriata	C. oenone	P. bourcieri	G. hirsuta	P. hispidus	P. superciliosus	T. furcata	T. leucurus	INTENSIDAD TOTAL DE USO	IVIR
Heliconia	0,119	0,129	0,014	**0,189**	0,152	0,170	0,049	0,120	0,943	0,1179
Passiflora	0,005	0,014	0,014	0,018	0,038	**0,105**	0,049	0,053	0,297	0,0371
Besleria	0,000	0,057	0,057	0,011	0,010	0,008	**0,088**	0,003	0,235	0,0293
Costus	0,019	0,014	0,014	0,022	0,038	**0,056**	0,022	0,013	0,198	0,0248
Combretum	0,005	0,014	0,004	0,002	0,001	**0,056**	0,005	0,013	0,100	0,0125
Erythrina	0,005	**0,057**	0,000	0,000	0,001	0,008	0,022	0,000	0,093	0,0116
Gurania	0,003	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	**0,088**	0,000	0,091	0,0113
Convolvulaceae	0,000	0,000	**0,057**	0,001	0,001	0,003	0,000	0,003	0,066	0,0082
Drymonia	0,000	0,000	**0,032**	0,001	0,000	0,008	0,005	0,000	0,046	0,0058
Morfoespecie 1	0,005	0,000	0,004	0,000	0,010	0,003	**0,022**	0,000	0,043	0,0054
Palicourea	**0,019**	0,000	0,000	0,000	0,000	0,014	0,005	0,003	0,042	0,0052
Psittacanthus	0,000	0,000	**0,032**	0,000	0,000	0,008	0,000	0,000	0,040	0,005
Cuphea	0,007	0,000	0,004	0,004	0,004	0,000	0,005	**0,013**	0,039	0,0048
Bromeliaceae	0,001	0,000	**0,014**	0,000	0,010	0,000	0,005	0,000	0,031	0,0038
Cyperaceae	0,000	0,000	0,004	**0,016**	0,004	0,001	0,000	0,000	0,025	0,0031
Renealmia	**0,005**	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,003	0,010	0,0012
Syzygium	0,003	0,000	**0,004**	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,009	0,0011
Warszewiczia	0,000	0,000	0,000	0,002	0,001	0,000	**0,005**	0,000	0,009	0,0011
Justicia	0,003	0,000	0,000	0,001	**0,004**	0,000	0,000	0,000	0,008	0,001
Genipa	0,001	0,000	**0,004**	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,006	0,0008
Marantaceae	0,000	0,000	0,000	**0,004**	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,0005
Memora	**0,001**	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,0002

(*) Los cálculos se hicieron con base en los datos que aparecen en el Anexo 1

La especie de colibrí que usa un recurso floral con mayor intensidad, aporta más al valor de importancia de la planta (IVIR) dentro de la comunidad (Tabla 4). Sin embargo, no se encontró un patrón de correspondencia entre mayor intensidad de uso de un recurso floral por parte de una especie de colibrí, y transporte de una mayor cantidad de granos de dicho recurso floral. Así en la comunidad de plantas de Mata-matá visitadas por colibríes, se observan dos grupos de especies (**1**) aquellas en donde la especie de colibrí que más explota un recurso floral no corresponde a su "mejor" vector de polen ("mejor" vector de polen hace referencia a la especie de colibrí que transporta el mayor numero de granos por individuo de un determinado recurso vegetal). El colibrí que más aportó al IVIR de *Costus* sp. (0.0248) fue *Phaethornis superciliosus* (0.056); sin embargo, para el recurso floral su mejor vector de polen fue *Glaucis hirsuta* que transportó 137 granos de polen en promedio por individuo.

Syzygium malaccense (Myrtaceae) del grupo II, parece ser un recurso de uso común para los colibríes, a pesar de esto ninguna especie mostró preferencia especial por éste, por lo cual el valor de importancia de la planta para la comunidad de colibríes, fue uno de los más bajos. $IVIR_{Syzygium} = 0.0011$. El colibrí que más aportó al IVIR fue *Phaethornis hispidus* (0.004); sin embargo *Glaucis hirsuta* fue su mejor transportador de polen (30 granos/ individuo). Además, por las características de la flor, tipo "brocha" podría perfectamente ser polinizada por murciélagos y/o abejas. Este recurso floral corresponde a un árbol con numerosas flores que producen gran cantidad de néctar (cornucopia), no obstante por ser

una especie introducida de Malasia que no presenta adaptaciones particulares para ningún tipo de polinizador en el área de estudio, se comporta como un recurso alofílico, visitado por *G. hirsuta*, por otras dos especies de colibríes y por insectos de diversos órdenes.
(2) El grupo en el cual la especie de colibrí que más explota un recurso floral es también su "mejor" vector de polen como en *Heliconia* sp., $IVIR_{Heliconia} = 0.1179$. El colibrí que más aportó al valor de importancia de *Heliconia* fue *Glaucis hirsuta* (con intensidad de uso de 0.189) y también fue el vector de polen que transportó el mayor número de granos, en promedio 393 granos por individuo.

El caso más interesante es el de las plantas del grupo IV relacionadas con el colibrí *P. bourcieri* (Fig. 5, Tablas 3 y 4) que mostraron la máxima congruencia en señalar esta asociación (**b**) como especializada, pues esta especie hizo el mayor aporte al valor de importancia de las plantas y también transportó la mayor cantidad de granos (Tabla 5).

una especie de Cyperaceae registrada en *G. hirsuta*, que parece visitar a estas hierbas en busca de arañas, como ha sido documentado para *Glaucis aenea* en Costa Rica (Stiles, 1995). Sin embargo a pesar de los registros atípicos, la relación colibrí-flor ornitófila en Mata-matá, no parece ser fácilmente parasitada por otros visitantes no colibríes o por otras flores no ornitófilas, señalando que en esta comunidad antigua de colibríes y plantas, hay poco espacio para el oportunismo y las relaciones pueden ser explicadas en términos evolutivos, es decir, la selección ejercida por las flores ornitófilas ha sido suficientemente fuerte para mantener la fidelidad de los Trochilidos a éstas, y viceversa.
Aunque los síndromes de polinización han sido cuestionados, nuestros resultados resaltan la persistencia de las características del síndrome de ornitófilia, especialmente los colores brillantes y los contrastes de colores fueron predominantes, tal como ha sido señalado en la literatura (Snow & Snow 1972, Faegri & van der Pijl 1979, Stiles 1976, 1981).

Tabla 5. Relación entre las especies de colibríes que más aportan al IVIR y las que más transportan los granos de polen en la asociación **b**.

Recurso floral	IVIR (ver tabla 4)	Especie de colibrí que más aporta al IVIR	Especie de colibrí que transporta la mayor cantidad de de polen	Otras especies de colibríes que transportan polen
Una especie de Convolvulaceae	0.0082	*P.bourcieri* (0.057)	*P.bourcieri* (136)	*P.superciliosus* (31)
				G.hirsuta (12)
				T.leucurus (1)
Drymonia coriacea	0.0058	*P.bourcieri* (0.032)	*P.bourcieri* (142)	*P.superciliosus* (11)
				G.hirsuta (5)
				T.furcata (1)
Morfoespecie 1	0.0054	*P.bourcieri* (0.004)	*P.bourcieri* (8)	

Entre parentesis se señalan los valores de intensidad de uso y el número de granos de polen.

DISCUSIÓN

Plantas ornitófilas

Con el método palinológico se encontró que el 74% de la flora utilizada por los colibríes fue ornitófila mientras que Cotton (1998b) con la observación directa, registró un 80%. Con el método palinológico se detectaron especies con flores "atípicas" para un colibrí, tal como

El paisaje y las plantas ornitófilas

Se encontró que el paisaje influye sobre la proporción de especies polinizadas por colibríes y sobre las formas de crecimiento vegetal predominantes. Así los recursos vegetales más importantes para la comunidad de colibríes de Mata-matá se encontraron o fueron más abundantes en el paisaje ribereño (Fig. 2a), donde era evidente la presencia de

heliconias, especies de *Costus*, árboles de *Erythrina fusca, Genipa americana* y *Syzygium malaccense*. En la várzea y en la tierra firme la flora ornitófila fue más pobre. En la várzea, las formas de crecimiento dominantes fueron árboles medianos y grandes con raíces fúlcreas, el estrato herbáceo no era muy vigoroso debido a las inundaciones (Fig. 2b y c) y los colibríes visitaron sólo unas pocas trepadoras o epífitas (Cotton 1998 b). En el paisaje de tierra firme las plantas visitadas por colibríes fueron epífitas, trepadoras, hierbas terrestres con distribuciones dispersas y *Symphonia globulifera* árbol que produce una floración agrupada. Se esperaba una fuerte asociación entre estas plantas y los colibríes ermitaños típicos ruteadores, especializados en visitar plantas con distribuciones dispersas (Ackerman 1986). Sin embargo con el nivel de resolución obtenido por el método palinológico, y con excepción de la asociación entre *P.bourcieri* y las tres especies de plantas más asociadas con este colibrí, se detectó una interacción más fuerte entre colibríes ermitaños y las plantas del género *Heliconia* más abundantes en el paisaje de ribera. Probablemente la presencia de ermitaños, y la defensa de territorios por algunos de éstos en la ribera, se debe a la abundancia de recursos florales para colibríes en este paisaje (Cotton 1998 b).

La proporción de flora ornitófila y las formas de crecimiento predominantes según los paisajes configura un patrón amazónico local de Mata-matá bastante diferente de los ecosistemas andinos y altoandinos, donde las plantas más importantes para los colibríes tienen formas de crecimiento epífitico y trepador, en las familias como Bromeliaceae y Gesneriaceae (Amaya 1991, 1996; Gutiérrez & Rojas 2001).

Características del polen

La mayor parte de los granos de polen transportados por los colibríes de la comunidad de Mata-matá, presentó exina con estructura de tipo reticulado condición igualmente encontrada en otros estudios con aves (Hemsley & Ferguson 1985, Amaya et al. 1999, Gutiérrez & Rojas 2001). En un bosque lluvioso subtropical de Australia donde no se presenta la polinización por colibríes y la incidencia de polinización por las aves es más baja que en el Neotrópico, Williams & Adam (1999) al evaluar el síndrome de polinización en 130 especies vegetales y establecer su relación con el patrón exínico, no registraron el tipo reticulado. Si con esta consideración se refuerzan los resultados de Mata-matá, es posible considerar una relación entre ornitofilia y exina reticulada.

Cuantificación de las cargas de polen

No se encontró un patrón de correspondencia entre mayor intensidad de uso de un recurso floral por parte de una especie de colibrí, y transporte de una mayor cantidad de granos de dicho recurso floral. La variable número de granos de polen de cada recurso floral, debe tener estrecha relación con los rasgos de historia de vida de las flores ornitófilas y con su nivel de especialización (número de flores disponibles por planta individual, número de estambres y su ubicación, número de anteras con polen fértil, número de granos de polen por antera). Por lo cual es muy complejo delinear algún patrón. Sin embargo algunos de los resultados sugieren que la variable no se comporta completamente al azar, lo cual se evidencia en el grupo (2) de plantas, cuando se compara intensidad de uso de un recurso y el número de granos de polen transportados. El colibrí que más usó una planta también transportó el mayor número de granos de ésta. La relación se hace especialmente valiosa para la asociación b (Fig. 5, Tablas 3 y 5), que de manera congruente indica ser, una interacción especializada.

El número total de granos transportados por especie también mostró relación con la diversidad alimentaria de las especies ($r_S = 0.85$, p =

0.05, g.l. = 9). Las especies más generalistas, es decir, las de dieta más variada fueron vectores de un mayor número de granos, debido a que al visitar un conjunto más amplio de plantas, aumentan las probabilidades de visitar flores cuya producción de polen puede ser considerable. La diversidad de recursos usados no se relacionó con la longitud del pico, y aunque los colibríes con picos más largos tienen más posibilidades de visitar más recursos florales, vedados para los colibríes de pico más corto, los resultados sugieren que la morfología del pico, más que la longitud de éste, desempeña un papel relevante en la selección de los recursos florales usados. Esto ha sido apoyado por los resultados de Gutiérrez & Rojas (2001) quienes encontraron que la curvatura de la corola en *Centropogon* sp. y *Symphocampylus paramicola* tuvo un efecto dramático sobre la eficiencia de extracción del néctar por el colibrí *Eriocnemis mosquera*, con relación a los otros recursos florales utilizados por el colibrí, cuyas corolas son rectas. A su vez la eficiencia de extracción diferencial del néctar fue un factor determinante en la selección de los recursos.

El tamaño de las cargas individuales de polen mostró variación a nivel intraespecífico e interespecífico (Tabla 2). A nivel intraespecífico la carga más heterogénea en tamaño, se registró en *P. bourcieri* con un valor del coeficiente de variación de 2.10 y la más homogénea se registró en *P. ruber* con un C.V. de 0.60. Esta variación en el tamaño de las cargas no pudo ser explicada con relación a la diversidad alimentaria de las especies ($r_s = 0.471$, p = n.s., g.l. = 9), ni al tamaño de muestra ($r_s = 0.20$, p = n.s., g.l. = 9) y por ahora se hace difícil determinar los factores que puedan predecir el tamaño de las cargas de polen.

Interacción planta – colibrí

Desde la perspectiva palinológica y con base en la intensidad de uso que los colibríes hicieron de los recursos florales en Mata-matá, se determinaron tres asociaciones colibrí-planta (**a, b y c**) donde la morfología emerge como el factor explicativo de éstas. Lo interesante es que los grupos morfológicos de especies surgieron después del análisis y no antes, con lo cual se señala la importancia de la especialización o repartición de recursos en la estructura de las comunidades y se reafirma la existencia de procesos de coevolución entre la morfología del pico de los colibríes y la morfología floral, como ha sido señalado por numerosos autores (Feinsinger 1976, 1978, Wolf et al. 1976, Kodric-Brown et al. 1984, Stiles 1985).

La morfología como factor explicativo del uso de los recursos, independientemente de las fluctuaciones en abundancia de los recursos durante el año de muestreo (1988-1989), señalan una posible sincronización en los patrones de floración de las plantas ornitófilas de Mata-matá, para ofrecer néctar durante todo el año a la comunidad de colibríes, en "recipientes" florales que se corresponden con las tres principales morfologías de los picos de las aves. Un caso ilustrativo es la asociación **b** donde el registro máximo de granos de cada uno de los tres recursos estrechamente relacionados con *P. bourcieri*, se presentan en diferentes épocas del año.

La antigüedad de la región amazónica le permitirá tener comunidades más estables, donde la acción del tiempo se refleja en la especialización de las asociaciones. De acuerdo con Cotton (1998 a) la coevolución difusa parece haber sido la fuerza que ha moldeado estas interacciones. La especialización de las asociaciones colibrí – planta, encontradas en el presente trabajo, no fue definida cualitativamente, es decir con una connotación excluyente en el uso de determinados recursos florales por determinadas especies de colibríes, sino que la comunidad se comportó como una red de interacciones, en las cuales algunos hilos de la red fueron más gruesos (Tabla 4). Estas interacciones más fuertes están dadas por la intensidad diferencial de uso de los recursos (especialización cuantitativa).

La interacción planta – colibrí concebida como una red de interacciones da cabida a que se presenten procesos de interferencia en el transporte de las cargas de polen entre diferentes especies ornitófilas, tal como lo evidencia el estudio de Feinsinger & Tiebout (1991), quienes señalan que los mecanismos de transferencia interespecífica de polen, penetran los procesos a nivel de poblaciones y generan interferencia sobre los procesos de selección natural, lo cual hace aún más sorprendente la existencia y eficiencia de mecanismos que permiten el mantenimiento de interacciones especializadas, como la ilustrada por *P.bourcieri* y sus plantas más estrechamente asociadas, y en menor intensidad para las otras asociaciones. Entonces desde la perspectiva palinológica se apoya la existencia de procesos de coevolución difusa entre los colibríes y las plantas de la comunidad de Mata-matá encontrada por Cotton (1988 a).

Consideraciones generales

La comunidad de colibríes de Mata-matá corresponde a un grupo de especies que utilizan el néctar floral de forma similar, esto es, revoloteando y realizando visitas legitimas a las flores (el método palinológico sólo registra este tipo de visitas) con lo cual se ajustan a la definición de gremio (Root 1967, Simberloff & Dayan 1991). Los gremios corresponderían a las especies de colibríes de cada asociación planta-colibrí (Tabla 3). Sin embargo hemos decidido referirnos a las especies de colibríes y de plantas involucradas en las asociaciones, como grupos funcionales (Kroon & Olff, 1995), debido a que con el método palinológico, no es posible evaluar la dimensión sobre "la forma de uso de recurso", que de manera tan explícita como imprecisa, exige la definición de gremio. Algunas de las variables que habría que evaluar en la dimensión de la forma de uso de los recursos, son el comportamiento de forrajeo de los colibríes, la forma como las plantas están usando a los colibríes con relación los patrones de distribución espacial y temporal de éstas.

El análisis de correspondencia binaria que se utilizó para elucidar las asociaciones de especies, muestra las dos caras del mismo fenómeno (Figs. 3, 4 y 5), esto es la interacción planta-colibrí. En el caso de considerar a los colibríes como gremios, pero no a las plantas, se estaría cometiendo un error de coherencia entre la metodología estadística aplicada y el significado biológico de los grupos. Si bien es cierto que gremios de plantas y de colibríes corresponden a dos caras de la misma moneda, cada una tiene sus particularidades, cuando de acuñar el término gremio, se trata (Bonilla, com. pers.). Por lo tanto durante el trabajo se prefirió el uso de los términos grupos de especies y asociaciones colibrí-planta.

La propuesta de las asociaciones planta-colibrí esta enmarcada en una metodología descriptiva, con potencial para explicar la organización de la comunidad, pues permite visualizar la forma geométrica de la interacción. La aproximación matemática del IVIR tiene mayor potencialidad para explorar los procesos de repartición de recursos entre las especies de colibríes; a diferencia de la correspondencia binaria, el IVIR es unidireccional, y muestra la forma como un recurso floral es repartido entre las especies de una comunidad, detallando la intensidad de uso por cada especie de colibrí y refleja finalmente un valor de importancia del recurso floral para la comunidad de colibríes. El IVIR puede ser útil para comparar diversas comunidades.

Comparación de los métodos

La observación directa no siempre diferencia individuos, esto es particularmente difícil de hacer con colibríes, pero en cambio permite conocer la estrategia de forrajeo utilizada por el ave, detectando visitas "ilegítimas" y proporcionando información sobre mecanismos florales detallados, y comportamiento del ave; siempre permite la identificación del recurso floral al nivel de especie.

El método palinológico permite conocer información sobre individuos, lo cual puede ser útil en estudios ecológicos intraespecíficos. Provee información sobre plantas visitadas por los colibríes, que no son detectadas por los métodos de observación directa. El método tiene la desventaja que no siempre la identificación del grano se puede hacer a nivel de especie, y en muchos casos la relación se plantea a nivel de morfoespecies. El método palinológico se torna privilegiado para obtener información simétrica sobre la relación planta-colibrí, permitiendo describir las complejas interacciones y algunos de los factores que estructuran la interacción planta – colibrí a nivel de comunidad.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia, al INDERENA (actualmente Ministerio del Medio Ambiente) y la Unión Británica de Ornitólogos, por la financiación parcial de este trabajo. A Allan Tye, Hillary Tye, Martin Kelsey, Marta Gómez y especialmente a Peter Cotton quienes recogieron las muestras de polen de los colibríes, sin las cuales este trabajo no habría sido posible. A Gabriel Guillot, Jorge Figueroa, Marcelo Aizen, Ian Billick, Manuel Morales, Mike Leigh, Claudia Rodríguez y Sandra Rojas, por sus valiosas observaciones al IVIR. A Leonardo Bautista por su colaboración con el análisis de correspondencia binaria. A Nohora Espejo por compartir sus conocimientos de palinología. A Juan Carlos Pinzón por la elaboración de las figuras. A Diego Giraldo por la revisión del manuscrito. A Janneth Muñoz y Argenis Bonilla por las valiosas observaciones al manuscrito. Al equipo administrativo y científico del Parque Nacional Natural Amacayacu (1988 – 1989), bajo la dirección de Oscar Pinto, por el apoyo que le dieron a esta investigación.

LITERATURA CITADA

ACKERMAN, J.D. 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. Selbyana 9: 52 – 60.

AMAYA-M., M. 1991. Análisis palinológico de la flora del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas) visitada por colibríes (Aves: Trochilidae). Trabajo de grado, Departamento Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C.

AMAYA-M., M. 1996. Sistemática y polinización del género *Columnea* (Gesneriaceae) en la Reserva Natural La Planada. Tesis de Maestría, Departamento de Biología, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C.

AMAYA-M., M., A. GUTIÉRREZ-Z, S. ROJAS-N, C.GIRALDO-P & C.VILLEGAS-V. 1999. Una aproximación a la interacción planta-colibrí en un bosque de niebla: una perspectiva palinológica. En: J.O. Rangel-Ch., A. Rudas & J. Aguirre (eds.). Libro de resúmenes del I Congreso Colombiano de Botánica. Abril 26 – 30/1999. Pags. 9 – 10 . Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C.

BEATTIE, A.J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. Pan-Pacific Entomologist 47:82.

CISIA. 1994. Introducción a SPAD.N Integrado. Versión 2.5 PC. Centre international de Statistique et d'Informatique Appliquées, París.

COTTON, P. 1998a. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. Ibis 140: 639-646.

COTTON, P. 1998b. The hummingbird community of a lowland Amazonian rainforest. Ibis 1400: 512-521.

COTTON, P. 1998c. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. Ibis 140:0 647-653.

DOMÍNGUEZ, C. A. 1985. Amazonia colombiana. Ed. Fondo de Promoción de la Cultura del Banco Popular. Bogotá. 274 pp.

ERDTMAN, G. 1986. Pollen morphology and Plant Taxonomy. E. J. Brill, Leiden.

FAEGRI K. & L. VAN DER PIJL. 1979. The principles of pollination Ecology. Pergamon, Oxford.

FAEGRI K., J. IVERSEN, P.M.KALAND & K.KRZYWINSKI. 1992. Textbook of pollen analysis. John Wiley &Sons, Chichester, England.

FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. Ecol. Monographs. 46: 257-291.

FEINSINGER, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. Ecol.Monogr. 48: 269-287.

FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. In Coevolution. Futuyma, D. & M. Slatkin (Eds.). Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts.

FEINSINGER, P. 1990. Interacciones entre plantas y colibríes en selvas tropicales. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina. Tomo 59, entregas 1ª.-2ª. 31-54 pp.

FEINSINGER P. & R. K. COLWELL. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. Amererican Zoology 18: 779-795.

FEINSINGER P., J. A. WOLFE & L. A. SWARM. 1982. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, West Indies. Ecology 63: 494-506.

FEINSINGER, P. & W. H. BUSBY. 1987. Pollen carryover: experimental comparisons between morphs of *Palicourea lasiorrachis* (Rubiaceae) a distylous bird-pollinated, tropical treelet. Oecologia 73: 231-235.

FEINSINGER P., J. H. BEACH, Y. B. LINHART, W. H. BUSBY & G. K. MURRAY. 1987. Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. Ecology 68: 1294-1305.

FEINSINGER P. & H. M. TIEBOUT. 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. Ecology 72: 1946-1952.

GRAYUM, M. 1986. Correlations between pollination biology and pollen morphology in the Araceae, with some implications for angiosperm evolution. In: Pollen and spores. The Linnean Sociey of London. London. 313 – 327.

GUTIÉRREZ-Z., A. & S. ROJAS-N. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Trabajo de pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá, D.C.

HEMSLEY, A.J. & I.K. FERGUSON. 1985. Pollen morphology of the genus *Erythrina* (Leguminosae: Papilionoideae) in relation to floral structure and pollinators. Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 570-590.

KODRIC-BROWN A., J.H. BROWN, G.S. BEYERS & D.F. GORI. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. Ecology 65: 1358-1368.

KROON H & H. OLFF. 1995. On the use of the guild concept in plant ecology. Folia Geobot. Phytotax., Praha, 30: 519-528.

LINHART Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird pollinated *Heliconia*. Amer. Nat. 107: 511-523

LINHART Y. B, W. H. BUSBY, J.H. BEACH & P. FEINSINGER. 1987. Forager behavior, pollen dispersal and inbreeding in two species of hummingbird-pollinated plants. Evolution 41: 679-682.

MCDADE L.A. 1992. Pollinator relationships, biogeography, and phylogenetics. BioScience 42: 21-26.

MARTIN, H. A. & P.A.GADEK.1988. Identification of *Eucalyptus spathulata* pollen and its presence in the fosil record. Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologist 5: 311 – 327.

ROOT R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37: 317-350.

ROUBIK, D. W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press. The Australian Museum, Sydney.

SIMBERLOFF D. & T. DAYAN.1991. The guild concept and the structure of ecological communities. Annual Rev.Ecol.Syst. 22: 115-143

SNOW D. W. 1981. Coevolution of birds and plants. Págs. 169-178 en: Forey, P.L. (ed.). The evolving biosphere. Cambridge University Press. Cambridge.

SNOW B.K. & D. W. SNOW. 1972. The feeding ecology of hummingbirds in a Trinidad valley. J. Anim. Ecology 41: 471-485.

SNOW D.W. & B. K. SNOW. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 38: 105-139.

STEIN, B.A. 1992. Sicklebill hummingbirds, ants, and flowers. BioScience 42: 27 -33

STILES, F. G. 1976. Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. The Condor 78: 10-26.

STILES, F. G. 1978a. Ecological and Evolutionary Implications of Bird Pollination. American Zoology. 18: 715-727.

STILES, F. G. 1978b. Ecological and evolutionary aspects of bird-flower coadaptations. In Symposium and co-evolutionary systems in bird. 1173-1178.

STILES, F. G. 1981. Geographical Aspects of Bird lower Coevolution with Particular reference to Central America. Ann. Missouri Botanical Garden. 68: 323-351.

STILES, F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical rainforest. Ornithological Monographs 36: 757-785.

STILES, F.G. 1995. Behavioral, Ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. The Condor 97: 853 – 878.

STILES, F.G. 2000. Evaluando la disponibilidad y el uso de los recursos florales para los colibríes. Mesa de Trabajo. En: J. Aguirre (ed.). *Memorias del Ier. Congreso Colombiano de Botánica.* Abril 26-30/ 1999. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá, Colombia.

WILLIAMS, G. & P. ADAMS. 1999. Pollen sculpture in subtropical rain forest plants: is wind pollination more common than previously suspected?. Biotropica 31: 520 – 524.

WOLF, L.L, G.STILES & F.R. HAINSWORTH. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. J.Anim.Ecol. 45: 349-380

Recibido: octubre 1/2000
Aceptada: 13/2001

Anexo 1.

COLIBRÍES		RECURSOS FLORALES																						
Especie	**Abundancia**	brom	heli	ery	besl	gura	lora	cuph	mara	myrt	pass	cost	rene	geni	warc	mem	pali	comb	dry	conv	morl	cype	jaco	Frecuencia total
fimb	43	2	20	4	1	3	8	5	1	3	4	8	3	2	4	2	4	4	0	0	0	0	0	**78**
oeno	7	0	3	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	**10**
bour	10	2	2	1	4	0	0	1	0	0	2	2	1	1	0	0	1	0	3	4	3	1	0	**28**
hirs	107	1	65	7	16	2	1	10	9	5	20	22	4	3	3	2	1	3	4	4	1	19	7	**209**
hisp	21	3	12	1	3	0	0	2	0	2	6	6	1	0	1	0	3	1	0	1	0	2	1	**45**
supe	18	0	14	8	3	0	4	0	0	0	11	8	1	1	0	0	2	3	3	2	3	1	0	**64**
furc	7	1	3	1	4	4	1	1	0	0	3	2	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	1	**26**
leuc	15	0	6	2	1	0	1	2	0	0	4	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	**20**
Total especies (N): 8																								
Especies usan el recurso		5	8	8	8	3	5	6	2	3	8	8	5	4	4	2	6	6	4	5	3	4	3	

COLIBRÍES	
fimb	*Amazilia fimbriata*
oeno	*Chrysuronia oenone*
bour	*Phaethornis bourcieri*
hirs	*Glaucis hirsuta*
hisp	*Phaethornis hispidus*
supe	*Phaethornis superciliosus*
furc	*Thalurania furcata*
leuc	*Threnetes leucurus*

Especie colibri	abundancia	heli	frecuencia total	Pi	Pi	Fi	Fi	Intensidad Uso (PixFix)
fimb	43	20	78	20/78	0,26	20/43	0,47	0,119
oeno	7	3	10	3/10	0,30	3/7	0,43	0,129
bour	10	2	28	2/10	0,07	2/10	0,43	0,014
hirs	107	65	209	65/10	0,31	65/10	0,20	0,189
hisp	21	12	45	12/45	0,27	12/2	0,61	0,152
supe	18	14	82	14/82	0,17	14/1	0,57	0,170
furc	7	13	33	3/33	0,09	3/7	0,78	0,049
leuc	15	6	35	6/35	0,17	6/15	0,40	0,120
Especies usan el recurso		8						
Pix Fix + Piy Fiy.....						0,943		

IVIR= ((Pix Fix + Piy Fiy....+ Pin Fin)/ ESPECIES COLIBRIES (N))
IVIR= 0,943 / 8
IVIR Heli = 0,117

PLANTAS			
brom	Bromeliaceae	rene	*Renealmia sp.*
heli	*Heliconia* sp.	geni	*Genipa americana*
ery	*Erythrina fusca*	warc	*Warszewiczia coccinea*
besl	*Besleria aggregata*	mem	*Memora* sp.
gura	*Gurania spinulosa*	pali	*Palicourea crocea*
lora	*Psittacanthus cucullaris*	comb	*Combretum llewelynii*
cuph	*Cuphea melvilla*	dry	*Drymonia coriacea*
mara	Marantaceae (1 esp.)	conv	Convolvulaceae
myrt	*Syzygium malaccense*	morl	Morfoespecie 1
pass	*Passiflora sp.*	cype	Cyperaceae
cost	*Costus sp.*	jaco	*Justicia comata*

Significado de las abreviaturas utilizadas

Anexo 1. Ejemplo de la estimación del IVIR.